118—127

5493(4)

动 物 学 研 究　1993, 14 (2): 118—127　ISSN 0254—5853
Zoological Research　CN 53—1040 / Q

云南食植瓢虫族的系统位置及属间关系

王　红
(中国科学院昆明植物研究所　650204)

曹诚一
(西南林学院　昆明　650224)

Q969.496.8

摘要　本文对云南食植瓢虫族昆虫形态学，特别是跗爪基齿，上颚侧齿，雌、雄性外生殖器等性状的研究，讨论了本族的属间关系；应用分支系统学的原理和方法，对本族系统位置的研究进行了尝试，采用最大同步法对本族5个属8个性状状态进行了分支分析，其结果与传统分类结果有一定的差异。结论支持将食植瓢虫属分为3个亚属，其中2个为新亚属。

关键词：食植瓢虫族，系统位置，属间关系，分支分析，新亚属，云南

一、食植瓢虫族的系统位置

在过去的分类系统中，食植瓢虫亚科仅包括食植瓢虫族 Epilachnini (刘崇乐，1963; Korschefsky, 1931; Crotch, 1874; Li 等，1961) 等。Gordon (1975) 在考订了西半球食植瓢虫后，将足胫节有、无胫距；胫节有，无槽等作为主要特征，将食植瓢虫亚科分为 Epilachnini 和 Madaini 2 个族；Chazeau 等，则分为 Epilachnini, Epivertini, Madaini, Eemochilini 4 个族，而 Epilachnini 则包括 13 个属。庞雄飞等 (1979) 在研究了中国食植瓢虫亚科系统后，提出了食植瓢虫的分族问题，他们认为 Epiverta 形态较为特殊，外形近似于龟甲 (龟甲科 Cassididae)，且无后基线，建议成立 Epivertini。对于 *Subcoccinella* 雅哥布逊 (ЯkocoH, 1961) 曾提出建立 Subcoccinellini 大多数学者仍将其作为 Epilachnini 的成员。庞雄飞等 (1979) 则从其体型和分布地区的特异性，支持将 *Subcoccinella* 和其它两个属 (*Ballida* 和 *Cynegetis*) 作为 Subcoccinellini 而从 Epilachnini 中分出。鉴于各学者依据的分类标准不一，本文所讨论的仅包括庞雄飞等 (1979) 系统中的 Epilachnini。

从现有资料看，Epivertini 腹板无后基线，而瓢虫科绝大多数种类 (除 *Hippodamia*) 具后基线；在近似科如 Endomychidae, Sphaerosomatidae, Languriidae, Biphyllidae, Cerlonidae 的一些种也具有后基线的特征；根据瓢虫科可能的外类群伪瓢虫科 Endomychidae 来看，无后基线是一个衍生特征。据此，我们认为 Epivertini 可能是食植瓢虫亚科中较进化的族，与 Epilachnini 关系较远。从分支系统学关系来

本文 1991 年 10 月 28 日收到，1992 年 9 月 14 日修回。

看，Subcoccinellini 则是 Epilachnini 可能的外类群（姐妹群）（图 1）。

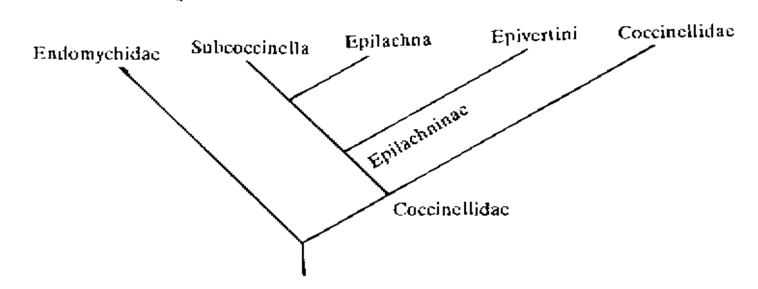


图 1　食植瓢虫亚科可能的系统发育关系

Fig. 1　The phylogenetic relationship of Epilachninae

二、属的系统关系

由于不同的学者对某一分类性状重视程度不一，加之食植瓢虫遍布世界，要从世界范围来认识族下属级分异和系统发育有一定困难，使本族一直没有一个较为公认的属级区分系统。我们从各家使用的属级区分特征入手来研究这一问题。

1. 上颚上侧齿数目及齿所占位置　绝大多数食植瓢虫上颚末端及内侧有多个小齿，但无基齿。研究认为这是其对食性适应的结果（刘崇乐，1963）；上颚上侧齿数目及所占位置在 Epilachnini 的系统演化中占重要位置。Dieke (1947) 认为上颚侧齿的变化与食性的分化明显相关，且是一个好的区分特征。一般认为，*Epilachna* 具有一个端齿，先端 2 裂、3 裂 2 个侧齿（庞雄飞等，1979），这也大体符合西半球 *Epilachna* 的情况。通过对云南 *Epilachna* 上颚齿的研究发现，本属齿的变化，一如跗爪有基齿的 Epilachnini 其它 3 属（即 *Af identula*，*Af issula*，*Af identa*）的变化，出现了 3 种类型（图 2）。



图 2　跗爪有基齿的食植瓢虫族瓢虫上颚类型

Fig. 2　The type of mandibles in Epilachnini with basal teeth on the tarsal claw

上颚具 2 个侧齿的大多数种类，如 *E. admirabilis* Crotch 其端齿，侧齿以及上颚内缘具有大小不等的小齿；有些上颚侧面也具小齿。而侧齿为 1 个的种类，其上颚齿上及内缘具 1–2 个小齿或无小齿。不具侧齿的种类如 *E. yongshanensis* Cao *et* Xiao 上颚上无小齿，平滑（表 1）（图 3）。

根据瓢虫科起源于叶甲科的观点（刘崇乐，1963），以及幼虫、成虫的形态特征，一般认为食植瓢虫亚科是瓢虫科中最原始的亚科。现代大部分学者不认为现存生物类群相互起源的观点，表现在植物系统学的 Dahlgren (1983)，被子植物分类系统中。从分支系统学的角度出发，如果不认为瓢虫直接起源于叶甲，而叶甲科（或伪瓢虫科）也可能是瓢虫科姐妹群；从外类群比较，食植瓢虫亚科也是瓢虫科中最原始的。在上颚构造上，Epilachnini 侧齿的多少，有无；端齿、侧齿及上颚内缘具小齿否，也是与整个科食性上的演化方向是一致的。从本族可能的外类群 Subcoccinellini 上颚构造上，也可看出其“共

同祖先"上颚具2个侧齿，其上具多个小齿。因此，上颚上无侧齿，齿在上颚中所占的位置越小，是食植瓢虫早期种系分化的一个重要方式。

表1 云南食植瓢虫属 *Epilachna* 上颚侧齿的分异

Tab. 1 The difference of lateral teeth of *Epilachna* in Yunnan

数目	种名	
	中名	学名
2	茜草食植瓢虫	*E. rubiacis* Cao *et* Xiao
	亚澳食植瓢虫	*E. galerucinoides* Korschefsky
	爪哇食植瓢虫	*E. gedeensis* (Dieke)
	瓜茄瓢虫	*E. admirabilis* Crotch
	菱斑食植瓢虫	*E. insignis* Gorham
	钩管食植瓢虫	*E. glochinosa* Pang *et* Mao
	剑川食植瓢虫	*E. jianchuanensis* Cao *et* Xiao
1	九斑食植瓢虫	*E. freyana* Bielawski
	勐遮食植瓢虫	*E. paramagna* Pang *et* Mao
	十斑食植瓢虫	*E. macularis* Mulsant
	连斑食植瓢虫	*E. hauseri* Mader
	福州食植瓢虫	*E. magna* (Dieke)
	安徽食植瓢虫	*E. anhweiana* (Dieke)
	直叶食植瓢虫	*E. brivioi* (Bielawski *et* Fursch)
	广端食植瓢虫	*E. ampliata* Pang *et* Mao
	叶突食植瓢虫	*E. folifera* Pang *et* Mao
	眼斑食植瓢虫	*E. ocellatae-maculata* (Mader)
0	木通食植瓢虫	*E. clematicola* Cao *et* Xiao
	永善食植瓢虫	*E. yongshanensis* Cao *et* Xiao
	艾菊瓢虫	*E. plicata* Weise
	福贡食植瓢虫	*E. fugongensis* Cao *et* Xiao

西半球的 *Epilachna* 中上颚均具2个侧齿，齿在上颚中占1/3或1/2。从上述演化趋势看，齿在上颚中占1/3的类群是较为进化的，Gordon 也认为侧齿先端聚集的这种变化是特化的，从其它属的进化趋势看也均如此（Gordon 个人通信）。产于云南的 *Epilachna* 不具侧齿的类群，齿在上颚中仅占1/3左右，这可能是一种同步进化现象。

2. 跗爪具基齿否 Chevrolat (1837)，使用 *Epilachna* 这一属名时并没有指明本属的区别特征。Redtenbacher (1843)，认识到本属的植食性特征，并认为本属"跗爪分裂，有一尖锐而宽阔的齿"，首次提出跗爪有基齿作为本属的属级区分特征。这一观点得到了大多数学者（Weise, 1898; Dieke, 1947; Kapur, 1967等）的支持。Arrow (1909) 等，则认为跗爪有、无基齿不能作为分属的唯一标准，开始了对这一分类性状的争议（表2）。

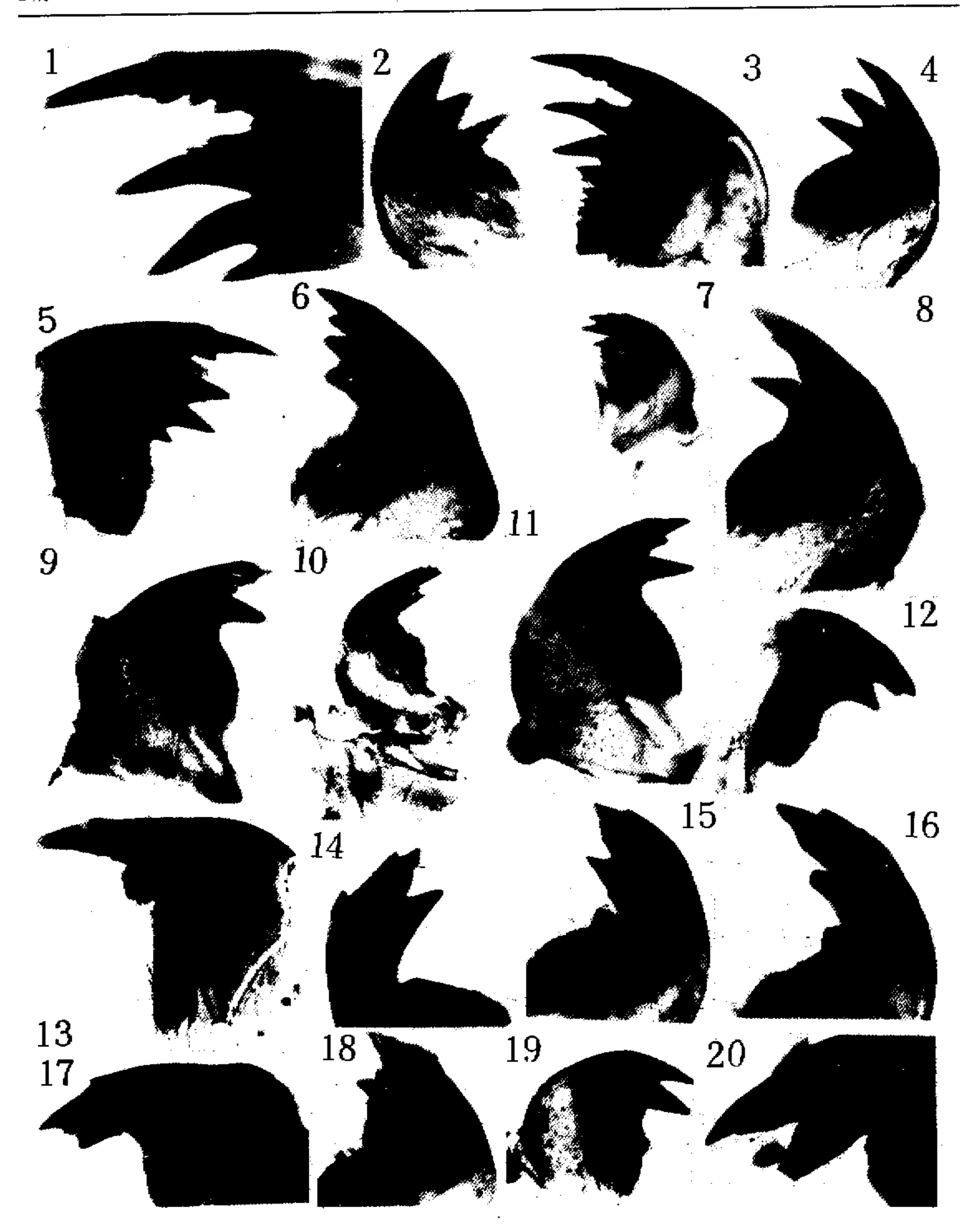


图3　食植瓢虫属昆虫上颚解剖图

Fig. 3　The madibles of *Epilachna*

1. E. admirabilis　2. *E. insignis*　3. *E. gedeensis*　4. *E. galerucinoides*　5. *E. glochinosa*　6. *E. rubiacis*　7. *E. jianchuanensis*　8. *E. magna*　9. *E. macularis*　10. *E. ocellatae–maculata*

11. *E. paramagna* 12. E. hauseri 13. *E. plicata* 14. *E. folifera* 15. *E. ampliata*
16. *E. brivioi* 17. *E. yongshanensis* 18. *E. fugongensis* 19. E. freyana 20. *E. anhweiana*

表2 不同作者对跗爪的认识

Tab.2 Comparison of different views on tarsal claw in *Epilachna*

观 点	作 者	备 注
认为跗爪上基齿有、无可作为分属特征	Redtenbacher(1843)	首次指出这一特征,认为 *Epilachna* 具基齿
	Weise (1898)	从 Redtenbacher (1843)建立了无基齿的 *Solanophila*
	Dieke (1947)	认为 *Epilachna* 有基齿,建立了无基齿的 *Afissa*
	Li *et* Cook (1961)	将基齿有、无作为分属的重要特征,建立了 *Henosepilachna*
	刘崇乐(1963)	同 Dieke (1947)
	Kapur(1967)	将有基齿的 *Henosepilachna* 作为无基齿的 *Epilachna* 异名、认为无基齿类群为 *Afissa*
	庞雄飞等(1979)	同 Li *et* Cook (1961)
	曹诚一等(1984)	同庞雄飞等(1979)
	Hoang (1977)	同 Li *et* Cook (1961)
	Bielawski (1964)	同 Li *et* Cook (1961)
	Sasaji (1971)	支持 Li *et* Cook 观点,承认 *Henosepilachna*
	Miyatake (1967)	同 Li *et* Cook (1961)
认为跗爪上基齿有无不作为分属特征	Crotch (1874)	将跗爪有、无基齿的种类均放在 *Epilachna* 中
	Arrow (1909)	跗爪基齿有、无不能作为分属唯一标准
	Korschefsky (1931)	将无基齿的 *Solanophila* 放在有基齿的 *Epilachna*
	Gordon (1975)	没有将基齿有、无作为分属标准
	Richards (1983)	将有基齿的 *Henosepilachna* 作为 *Epilachna* 的异名
	Chazeau *et al* (1990)	没有将基齿有、无作为分属标准

在研究了云南的食植瓢虫后，我们认为：跗爪基齿有、无是一个稳定特征，在种系分化中占有重要地位，Gordon (1975) 也将此特征作为属下分群 (group) 的特征之一。对于 Epilachnini 下属的划分，我们将跗爪基齿有、无作为一个重要特征。

3. 雌性第6腹板纵裂否，雄性外生殖器中叶基刃、毛的有无 最早注意到雌性第6腹板纵裂与否的是 Dieke (1947)，他认为 *Epilachna* 雌性第6腹板纵裂。Li 等 (1961) 十分重视这一特征，并认为该特征与雄性外生殖器中叶的基刃，基刃上的细毛是相关特征。在 *Henosepilachna* 中雄性外生殖器中叶具基刃，而雌性第6腹板中央与之相对应，纵裂有缝；基刃与纵缝相对，有利于交配行为的进行。*Henosepilachna* 的雌性外生殖器的生殖板内缘有特殊的缺刻，这与其雄性外生殖器上中叶上的基刃也有直接关系。这一特征仅发生于该属中，可能是其进化过程中的形态结构补偿现象 (周尧等，1986)。这在 Epilachnini 中是十分独特的，无疑是一个晚出的衍生特征。我们在研究云南的 *Henosepilachna* 时曾认真地研究过此特征及其补偿现象，至今尚未发现例外。因此，支持 Li 等 (1961) 的观点。

对这一对性状持否定观点的学者主要有 Kapur (1967)，他认为 *Epilachna* 模式种

E. borealis 雌性第 6 腹板中央纵线膜质；而一些亚洲种：*E. ennesticta* 雌性第 6 腹板只有部分分裂，*E.ocellata* 的第 6 腹板分裂而中央连接。Richards（1983）也认为基刃存在否是可变的。从 Dieke（1947）的图版和 Richards（1983）的图版看，雄性外生殖器中叶上基刃存在否的确存在一些过渡类群，有些种（如 *E. deyrollii*, *E. ennastica*）基刃不明显，但中叶有毛；有些种（如 E. *undecimvariolata*）基刃发达，但中叶无毛；*E. ocellata* 则是基刃不明显，中叶上无毛。上述过渡类群大多已先后被组合到 *Henosepilachna* 中。我们认为，作为处于分化之中的生物类群存在一些中间类群是可能的，就总的演化趋势而言，间断是比较稳定的。

4. 弯管构造，中叶与侧叶相对长度　通过对 *Afissula* 已知的全部 14 种的雄性外生殖器形态比较研究，该属大多数种类弯管端部甚为特化；与此同时，其侧叶长度也发生了相应变化，侧叶明显短于中叶（除 *A. kambaitana*）。因此，侧叶与中叶相对长度的变化与弯管端部构造的特化是相关联的。弯管端较特化的种类，其阳茎基柱也相应较大，骨化程度较强。*Af identa* 中弯管端部特化程度较弱，该属中 *A. misera* 弯管，中叶与侧叶整体甚小。

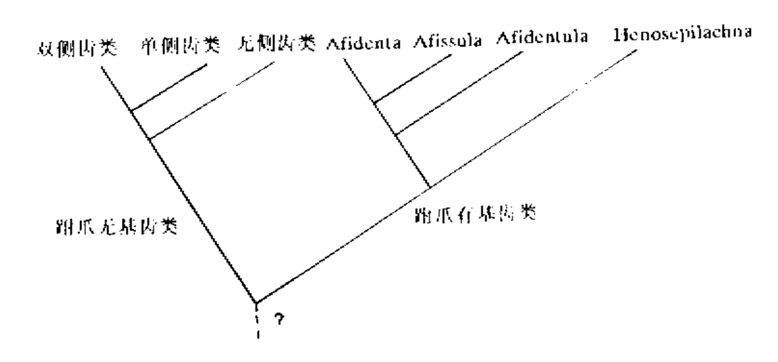


图 4　云南食植瓢虫族的相互关系(主要基于跗爪上基齿的分化而推测)

Fig.4　The relationship of Epilachnini in Yunnan (based on diversification of basal teeth on tarsal claw)

弯管构造在一般情况下，在属间和属内没有明显规律，但通常是一个很好的分种依据，有时也可以作为分属的辅助特征。

在云南 *Epilachna* 中，上颚侧齿变异与本族中跗爪有基齿的几个属的侧齿变异呈清晰的平行进化关系。如果强调跗爪上基齿的有、无在 Epilachnini 系统演化中的作用，上颚上侧齿的变异正好是该族中跗爪有、无基齿两大分支中的平行进化（图 4）。而 *Henosepilachna* 在雌、雄性外生殖器上开始出现了某些特化现象，可能是有基齿类较早发生的分支，该属内上颚侧齿似乎也有多样化的可能性，但目前尚缺乏这方面资料。

从上述分析可以看出：具基齿类是本族中特化程度相对较大的类群，在该支中"裂臀类"雄性外生殖器出现了独特的基刃，这显然是一个衍生性状，具 1 个侧齿的 *Af issula* 的雄性外生殖器构造（如弯管端部）较为特化。无基齿类则显得比较原始。从外类群 *Suboccinella* 比较看，无基齿也是一个近祖性状。因此，我们建议将 *Epilachna* 上颚 3 个具不同类型侧齿的类群作为亚属处理。

三、基于分支系统分析讨论属间系统关系

在 Epilachnini 中，类群之间在某些性状上的分支分化是明显的。分支系统学十分重视性状分析，特别是近裔性状的共有在建立系统发育图解中的作用。共选择了云南 Epilachnini 全部属即*Afidenta*，*Afissula*，*Afidentula*、*Henosepilachna*和 *Epilachna* 作为分支运算单位（CTU's），其中 *Epilachna* 的 3 个新建立的亚属 *Epilachna* subgen. *Epilachna*，*Uniparodentata*，*Aparodentata* 因上颚上侧齿的分化与*Afidenta*，*Afissula* *Afidentula* 3 属侧齿分化的相似性也作为分支运算单位参与分析。

Subcoccinella 从形态学上看是本族可能的姐妹群，是本文用于判断性状极性的外类群。共选取 8 个性状用于分支分析（见表 3），可以得到每个性状在所选取的 7 个分类单位的分布状况（见表 4）。

表 3 用于分支系统学分析的性状及其极性

Tab. Characters and their polarities used in cladistic analysis

编号	状 状	近祖性状(0)	近裔性状(1,2)
1	跗爪有基齿否	无	有
2	雌性Ⅵ腹板中央有纵缝否	无	有
3	雄性中叶上有基刃否	无	有
4	雄性中叶上有细毛否	无	有
5	体 形	卵圆形	长卵形
6	上颚侧齿数	2	1、0
7	上颚齿上有小齿否	有	无
8	分 布	广布	狭域

表 4 近裔性状的分布式样

Tab. 4 Pattern of distribution of apomorphies

编 号	分类群	性 状							
		1	2	3	4	5	6	7	8
a	*Epilachna*	0	0	0	0	0	0	0	0
b	*Uniparodentata*	0	0	0	0	0	1	0	0
c	*Aparodentata*	0	0	0	0	0	2	1	0
d	*Henosepilachna*	1	1	1	1	0	0	0	0
e	*Afissula*	1	0	0	0	1	1	0	1
f	*Afidenta*	1	0	0	0	0	0	0	0
g	*Afidentula*	1	0	0	0	0	2	1	0

根据徐克学（1989）建立的同步系统的概念，得到该族系统发育图解（图 5，6）。根据简约性原理（Parsimony），从图 5，6 中可以看出：二者的演化长度均为 11 步，其简约性是相等的。

从上述比较可以得到下列认识：1.*Afidentula*，*Aparodentata* 是云南 Epilachnini 最进化的类群，二者构成一个单系类群，互为姐妹群，其中 *Afidentula* 跗爪上具基齿而进了一

步；2. *Afidenta* 和 *Henosepilachna* 就总体而言是该族中较原始类群；3. 跗爪不具基齿的 *Epilachna*，*Uniparodentata*，*Aparodentata* 在系统发育中并不构成单系类群，而是一个复系类群，换言之，跗爪上不具基齿是一个趋同现象。

分支系统学分析的结果与传统分类的结果（见图4）有较大差别。从图4与图5，6的分析比较可知：传统分类对跗爪上有基齿给予极大的加权。上颚上具侧齿的数目似乎是根据分支系统学建立的最简约的系统发育图解中最注重的性状。在图5中，上颚上侧齿为2和1，0各将云南 Epilachnini 分为2支。我们认为，侧齿多少与整个瓢虫科的食性分异密切相关，因此图4很可能反映了云南 Epilachnini 系统发育的真实情况，至少是其系统发育可能的途径之一。

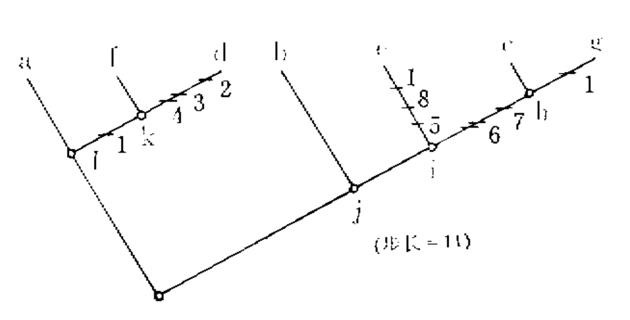


图5　云南食植瓢虫族的系统发育图解

Fig 5. Cladcgram of Epilachnini in Yunnan

如果按照严格的分支系统学观点，姐妹群必须给予同样等级，新建立的亚属 *Aparodentata* 和 *Uniparodentata* 至少应给予属级地位。考虑到图5，6仅是一种可能，尚需要其它学科的证据，本文暂将之作为亚属处理。

四、分类处理

Epilachna 的分类问题是本族系统分类的难点之一。本属种类繁多，形态差异甚大，在上颚类型；雌、雄性外生殖器等方面类型各异，分支系统学研究结果表明，本属很可能是不同上颚类型中无基齿类群趋同进化的结果。由于上颚上侧齿数目及上颚上，齿占据上颚位置的差异代表了瓢虫科的一个重要演化方向，也是本族内 *Afidenta*、*Afissula* 和 *Afidentula* 3属的属级区分特征，我们暂将 *Epilachna* 内3个全然不同的上颚类型作为亚属处理。

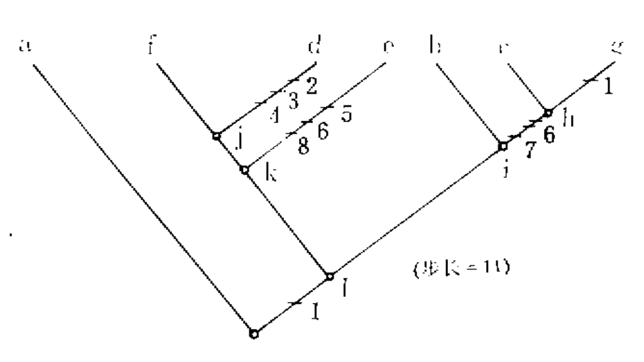


图6　基于最大同步法得到的另外一个系统发育图解

Fig. 6　Another cladogram based on the Maximal Same Step Method

1. 食植瓢虫亚属（指名亚属）　*Epilachna* Subg. *Epilachna*

上颚上端齿3裂，2裂或不裂，侧齿2个，端齿，侧齿及上颚内缘上有时还具有多个小齿，齿在上颚中常占上颚的1／2，少数占1／3。

亚属的模式种：*Epilachna borealis*　(Fabricius)

2. 单侧齿亚属　新亚属

Epilachna subgen. *Uniparodentata* Cao *et* Wang, subg. nov.

Mandible with an apica tooth and only one lateral tooth, the former larger than the latter. The apical tooth seen from in front show it consists one or two or three parts. The apical and the lateral teeth, with one or two dentules respectively or without dentule, grouped in apical one half of one–third of the mandible.

Type species: *Epilachna paramagna* Pang *et* Mao.

上颚上端齿 3 裂，2 裂或不裂，侧齿 1 个；端齿，侧齿上具 1—2 个小齿，或无小齿，齿在上颚中占 1／2 或 1／3。

亚属模式种：*Epilachna paramagna* Pang *et* Mao.

3. 无侧齿亚属 新亚属

Epilachna subg. *Aparodentata* Cao *et* Wang, subg. nov.

Mandible with an apical tooth and none lateral tooth, the apical tooth seen from in front show it consists one or two or three parts. The tooth, without dentule, grouped in apical one–third of the mandible.

Type species: *Epilachna yongshanensis* Cao *et* Xiao.

上颚端齿 3 裂，2 裂或不裂，无侧齿，端齿及上颚内缘无小齿而平滑；齿在上颚先端 1／3 处。

亚属模式种：*Epilachna yongshanensis* Cao *et* Xiao.

致谢：美国 Smithsonian Institution 瓢虫科专家 R. D. Gordon 博士曾多次为作者提供有关资料，并对本文提出一些很好的意见；云南省森林病虫害防治站王用贤高级工程师惠借有关标本（包括若干模式），作者谨表谢意。

参 考 文 献

刘崇乐. 1963. 中国经济昆虫志，第 5 册，瓢虫科（一）. 北京：科学出版社.

庞雄飞等. 1979. 中国经济昆虫志，第 14 册，瓢虫科（二）. 北京：科学出版社.

徐克学. 1989. 分支分类的一种计算方法——最大同步法. 植物分类学报，**27**（3）：232—239.

Arrow, G. L. 1900. Coleoptera of Christmas island: Coccinellidae. In: A Monograph of Christmas Island (Indian Ocean). 95–96.

Bielawski, R. 1965. Four new species of the genus Afidentula Kapur (Coleoptera: Coccinellidae) from New Guinea *Ann. Zool.* (Warszawa) 23: 45–55.

Camin, J. H. & Sokal, R. R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311–326.

Crotch, C. R. 1874. A revision of the coleopterous family (Coccinellidae). London. 311–312.

Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. Journ. Bot.* 3: 119–149.

Dieke, G. H. 1947. Ladybeetles of the genus *Ep ilachna* (sensu lato) in Asia, Europe and Australia. *Smiths. Misc. Coll.* **106** (15): 1–184. 27pls.

Gordon, R. D. 1975. A revision of the Epilachninae of the western hemisphere (Coleoptera: Coccinellidae)

Agricultural Research Service, USDA. 1–409.

Hope, F. W. 1840. Coleopterist's manual. London: J. C. Bridgewater.

Kapur, A. P. 1955. Coccinellidae of Nepal. *Rec. Indian Mus.* 53: 309–338.

Li, C. S. and Cook, E. E. 1961. The Epilachninae of Taiwan (Coleoptera: Coccinellidae). *Pac. Insects* 3: 31–91.

Miyatake, M. 1967. Notes on some Coccinellidae from Nepal and Darjeeling district of India. Trans. Shikoku *Ent. Soc.* 9 (3): 69–78.

Richard, A. M. 1983. The *Epilachna vigintioctopunctata* complex (Colepptera: Coccinellidae) *Intern. Journ. Bot.* **25** (1): 11–41.

STUDIES ON THE SYSTEMATIC POSITION AND GENERIC RELATIONSHIPS OF THE TRIBE EPILACHNINI (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE) FROM YUNNAN

Wang Hong

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica, Kunming, Yunnan* 650204)

Cao Chengyi

(*Department of Forest Protection, Southwest Forestry College, Kunming, Yunnan* 650204)

This paper deals with the systematic position and generic relationships of the tribe Epilachnini based on the morphological characteristics, especially on the basal teeth of the tarsal claws, lateral teeth of mandibles, on male and female genitalia. Applying cladistic methodology, the authors also discussed phylogenetic relationships within the tribe. Five genera, i. e. *Epilachna*, ***Afidenta***, ***Afissula***, Henosepilachna, ***Afidentula***, are selected as the taxa for cladistic analysis. A taxonomy based on the cladogram is different from the orthodoxa one. The genus *Epilachna* should be divided into three phylogenetic groups. A subgeneric rank for the three groups is accepted in this treatment. Two new subgenera of *Epilachna*, i. e. *Aparodentata* Cao *et* wang, *Uniparodentata* Cao *et* Wang, are described.

Key words: Epilachnini, Systematic position, Generic relationships, Cladistic analysis, New subgenera, Yunnan